

PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DER PLATYOPHRYA LATA KAHL I. ERNÄHRUNG

Von
F. BICZÓK

Aus dem Institut für allgemeine Zoologie und Biologie der Universität Szeged
(Eingegangen am 2. Juli, 1958)

Das zu den physiologischen Untersuchungen benutzte Infusorium *Platyophrya lata* Kahl wurde aus der Wurzelzone verschiedener Pflanzen gezüchtet. Die um das Cytostom des asymmetrischen abgeflachten Tierchens befindlichen charakteristischen cirrenartigen Gebilde, die kurzen Borsten, sind ziemlich variabel. Die imprägnierten Bilder der in den Kulturen durch Erweichung der Pellicula und Verbreiterung des Cytoplasmas (Cortex) herausgebildeten stark metabolischen Formen sind nicht elektiv genug. Auch die Negativfärbung mit Nigrosin liefert keine in allen Fragen bzgl. der Cilien und des Cytostoms bzw. seiner Umgebung hinreichend deutlichen Präparate (Abb. 1.). Mit Hilfe der von COUPLAND HOLMES (12) zum Nachweise der peripheren Nervenstrukturen ausgearbeiteten Cholinesterase-Technik gelang es, die Basalkörperchen ziemlich gut sichtbar zu machen (Abb. 2.) und so ein klares Bild über die Umgebung des Cytostoms zu erhalten. Auf diese Weise traten die spiral rechtsdrehenden Cilienreihen, die neben dem Mundspalt befindlichen 6—8 cirrenartigen Gebilde und auch die Zahl der kurzen Borsten deutlich hervor.

Die Bewegung der stark metabolisierten Tiere, ihre Kontraktionserscheinungen. Reizreaktionen und Ernährungsweise wiesen zahlreiche individuelle Merkmale auf. Diese Eigentümlichkeiten sind auch von zellphysiologischem und allgemein biologischem Gesichtspunkte beachtenswert, weshalb ich sie in verschiedenen Kulturen, die in Wurzelextrakten weitergezüchtet wurden, eingehender untersucht habe. In der vorliegenden Arbeit möchte ich nur auf die wichtigeren Beziehungen der Ernährung hinweisen.

Die Ernährung der *Platyophrya lata* ist eine eigentümliche Erscheinung unter den Protozoen, denn die unter günstigen Lebensbedingungen hauptsächlich Bakterien und Flagellaten (*Bodo*, *Cercobodo*, *Monas* usw.) verzehrenden Tiere vertilgten in den Kulturen, nachdem die natürliche Nahrung stark abgenommen hatte, andere Ciliaten (*Uronema marinum*, *Cyclidium glaucoma*), sehr selten *Vorticella*, ferner *Colpoda*-Arten und wenn auch diese zur Neige gegangen waren, ihre eigenen Cysten und aktive arteigene Individuen. In einzelnen Kulturen kamen auch einige Diatomeen und Testazeen an die Reihe. In Kulturen, welche reichlich Nematoden enthielten, war sehr häufig zu beobachten, wie die *Platyophrya*-Exemplare die geschwächten oder abgestorbenen Würmer, die ein Dreifaches ihrer eigenen Körperlänge erreichten,

zu verschlingen »versuchten«. Meine in Verbindung mit der Ernährung gemachten Beobachtungen möchte ich vor allem vom Gesichtspunkte der Nahrungsauswahl zu beleuchten versuchen.

1. Auswahl der Nahrung

Diese Frage hat die Aufmerksamkeit zahlreicher Forscher auf sich gezogen (1, 2, 9). Ihre Untersuchungen haben fast eindeutig zu dem Ergebnis geführt, dass die Versuchstiere zwischen verschiedenen Nahrungssorten unterscheiden: »Wir sehen jedenfalls, dass die Nahrungsauswahl bei den Protozoen die Regel ist« (2).



Abbildung 1.

In unserem Fall erweist sich diese Frage als problematisch, deshalb habe ich zu ihrem Studium in Graswurzelextrakten die folgenden Kulturen eingestellt:

- a) Aus der Rhizosphäre isolierte *Platyophrya lata*-Kulturen, die als Nahrung ebenfalls aus der Rhizosphäre stammende Bakterien enthielten,
- b) ähnliche Kulturen mit bakterienfressenden *Colpoda inflata* (im Verhältnis 3 : 1),
- c) ähnliche Kulturen wie unter »a« mit reichlich an faulenden Pflanzenteilen gezüchteten Nematoden.

In den ersten Tagen war festzustellen, dass die Versuchstiere der »a«, »b« und »c«-Kulturen sich bei der Bakteriennahrung in normaler Weise vermehrten.

In den »b«-Kulturen hatten die beiden Ciliatenarten die Bakterien als bald aufgezehrt. Letztere hatten vom dritten Tage an so stark abgenommen, dass sie die Konkurrenz nicht mehr zufriedenzustellen vermochten. Die *Platyophrya* traten immer häufiger aus Vernichter der Colpoden auf den Plan.

Nach Verlauf einer Woche verzehrten die *Platyophrya* in der »a«-Kultur in immer grösseren Mengen die arteigenen Cysten. In den »b«-Kulturen hielt die Colpodenvernichtung noch an, aber in immer mehreren Tieren wurden die verschlungenen Cysten der arteigenen Individuen erkennbar.

In den »c«-Gefässen schluckten immer mehrere Tiere die geschwächten oder fast leblosen Nematoden halb hinunter, in stets zunehmender Zahl enthielten sie die verschlungenen arteigenen Cysten.

Die Cystenkonsumption hielt wochenlang an; währenddessen konnte ich trotz längerer Beobachtungen nicht entscheiden, ob die räuberischen *Platyophryen* imstande sind, sich die arteigenen aktiven Individuen einzuverleiben, d. h. ob sie zu einem Kannibalismus in engerem Sinne fähig sind, wofür in der protistologischen Literatur schon einige Beispiele bekannt sind (3, 4, 5).

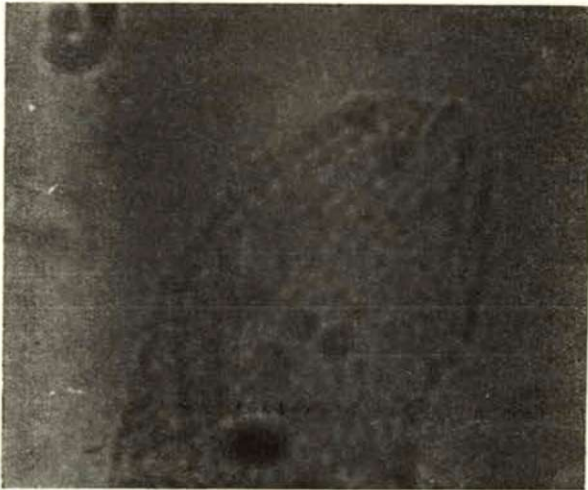


Abbildung 2.

Nicht zu entscheiden war die Frage, weil einige der verschlungenen Cysten sich im Protoplasma entkapselt hatten und so eventuell auch als verschlungene aktive *Platyophrya*-Exemplare hätten gewertet werden können. Als ich in die eine Kultur mit Neutralrot gefärbte Exemplare hineinpipettierte, war bereits nach wenigen Stunden in einzelnen Tieren das verschlungene rote, arteigene Individuum deutlich zu erkennen. Hiedurch war die Tatsache des Kannibalismus erwiesen.

Auf Grund der hier erwähnten Beispiele konnte ich den Übergang einer in gemischter Bakterienumgebung gut haltbaren, ausgesprochen spezielle Nahrung nicht beanspruchenden Tierart zum Kannibalismus verfolgen, und zwar anscheinend deshalb, weil die ursprüngliche Nahrungsquelle erschöpft war. Hierin wäre eine Gesetzmässigkeit zu erblicken, die — abgesehen von den ausgesprochen spezielle Nahrung verzehrenden Tieren — im ganzen Tierreich als allgemein verbreitet anzusehen ist, dass nämlich die »Auswahl« mit dem Reichtum der Nahrungsquelle zusammenhängt. In dem gleichen Masse, wie die Möglichkeit zur Befriedigung der Nahrungsansprüche nachlässt, erfährt die Zahl der qualitativ verschiedenen Nahrungsmittel eine

Erweiterung, mit Hilfe derer das Tier sie Nahrungsbedarf zu decken vermag. So konnten wir zu dem grössten Extrem gelangen, wo nämlich eine Tierart sich ihrer artigen Individuen zu diesem Zwecke bedient. Dieser Hypothese gegenüber erheben sich folgende Schwierigkeiten:

1. Der Kannibalismus machte sich schon zu einer Zeit bemerkbar, als in den Kulturen die als Nahrung dienenden *Colpoda inflata* — wennzwar in geringerer Zahl — noch vorhanden waren.

2. Von den unter den gleichen Versuchsbedingungen gezüchteten in ein und derselben Kultur lebenden *Platyophrya*-Exemplaren gingen nur etwa 60—65 % zum Kannibalismus über.

Punkt 1 lässt sich mit Leichtigkeit erklären. Bei den *Platyophryen* spielt — wie bei den meisten Protozoen — in der Auffindung der Nahrung der Zufall die grösste Rolle. Die Tierchen verzehren nur diejenigen grösseren Nahrungsbestandteile und »versuchen« sich nur diejenigen Würmer einzuverleiben, mit denen ihr cytostomaler Körperteil während des Vorwärts schwimmens in Berührung kommt (dieses Körpergebiet funktioniert als »Rezeptorenzone«). Die Möglichkeit des Zustandekommens eines solchen Kontaktes wird mit dem Abnehmen der Nahrungsmenge immer geringer. Andererseits bleiben von den als Nahrung dienenden *Colpoda inflata*-Individuen die lebhafter beweglichen, vitaleren am Leben, da sie, nachdem sie mit dem Cytostom oder seiner Umgebung in Berührung gekommen sind, der im Augenblick der Berührung sich schon auftuenden Mundöffnung geschickt zu entgleiten vermögen. Schliesslich ist das Tier gezwungen, mit den infolge ihrer Unbeweglichkeit leichter erreichbaren Cysten, seltener auch mit den träger beweglichen artigen Individuen vorliebzunehmen.

Die andere Seite des Problems ist möglicherweise gleichsam auch Schlüssel zur Beantwortung der Frage, weshalb nicht alle *Platyophrya lata*-Individuen räuberische Lebensweise führen bzw. sich als Kannibalen verhalten. Dies erscheint als ein genetisches Problem, dessen Lösung sehr lehrreich und nutzbringend sein dürfte.

GELEI (3) hat den Kannibalismus des *Stentor coeruleus* als Rasseeigenschaft aufgefasst. Es ist wahr, dass zwischen den sich normal und den sich kannibalisch ernährenden *Platyophrya lata*-Exemplaren — besonders was ihre Körperausmasse anbelangt — auffallende Unterschiede bestehen. Hier haben wir es mit einer auch bei anderen kannibalen Protozoen beobachteten Erscheinung zu tun (IVANIC, 1927, GIESE und ALDEN, 1938 usw.), dass nämlich solche Protozoen *Riesenausmasse* annehmen können. Während die hauptsächlich von Bakterien lebenden *Platyophrya*-Exemplare durchschnittlich 65—80 μ (in gealterten Kulturen 30—62 μ) gross sind, erreichen die kannibalen und räuberischen Formen eine Länge von 100—120 μ . Die Körpergrösse ist aber nicht Ursache, sondern Folge des Kannibalismus und zwar eine Folge dessen, dass die räuberischen und kannibalen Formen von der sehr reichlichen Ernährungsmöglichkeit Gebrauch machen, wenn sie artige Individuen oder deren Cysten verzehren. Dies bedeutet offenbar nicht, dass wir nicht etwa mit Recht von einem — heute noch unbekannten, für diese plastische Art charakteristischen, eventuell auf dem Fehlen oder Vorhandensein eines unbekannten biochemischen Faktors beruhenden — Rasseeigenart sprechen dürfen. Beachtenswert ist die Tatsache, dass in den kannibalen Tieren neben der vertilgten Beute, der Cyste, meistens auch Bakterien enthaltende, kleine Verdauungsvakuolen sichtbar wurden (Abb. 3). Auf Grund des

Gesagten ist mit Recht anzunehmen, dass im Zustandekommen des Kannibalismus die Ernährungsmöglichkeiten und das Hungern mit eine Rolle spielen, Offen bleibt aber auch weiterhin die Frage, weshalb manche dieser Tiere keine räuberische Lebensweise bzw. keinen Kannibalismus treiben, wo doch unter

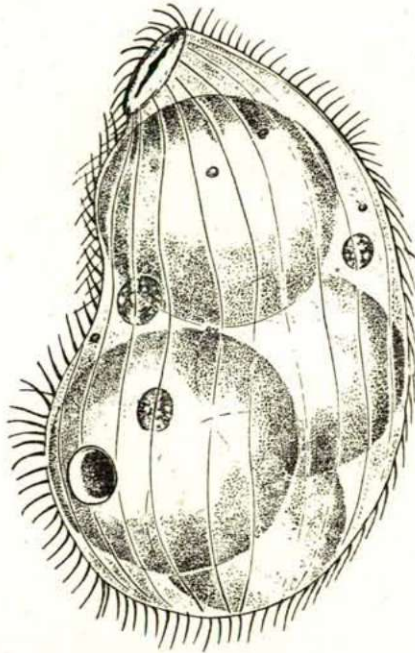


Abbildung 3.

ein- und denselben Lebensbedingungen jede Möglichkeit dazu gegeben wäre. (Versuche zur Annäherung dieser Frage auf Grund von isoliert gezüchteten kannibalischen und nicht kannibalischen Individuen sind im Gange.)

2. Hungern und Sattsein

Diese beiden eng mit einander verbundenen Erscheinungen sind in der protistologischen Literatur wenig erwähnt. Nach den Beobachtungen von MOORE (1903) und WALLENGREN (1902) steht bei Protozoen die Aenderung des Verhaltens und bei Paramecien die erhöhte Empfindlichkeit gegen Reize mit dem Hungern im Zusammenhang. JENNINGS (1897) und WALLENGREN (1902) erklären diese Erscheinung mit der Verminderung der Na-Salze des Körpers, mit dem »Salzhunger«. Zugabe von NaCl zu den in destilliertem Wasser gehaltenen Paramecium hatte nämlich eine Normalisierung der Bewegungen und der Reizempfindlichkeit zur Folge. Meines Erachtens ist hier daran zu denken, dass die Ursache für das veränderte Verhalten der Paramecium das stark hypotonische Milieu war. Die Normalisierung kam eventuell dadurch zustande, dass das destillierte Wasser durch das hinzugefügte NaCl schon ein günstigeres Milieu darstellte. Diese Wirkung der Veränderung

der Ionenkonzentration, des Ionenmilieus auf das Verhalten des Tieres ist bekannt. Einen ähnlichen Effekt sah ich auch in meinen mit CaCl_2 angestellten Versuchen, als ich eine Antwort auf die Frage anstrebte, ob der Übergang des Ektoplasmas in den Solzustand, die Metabolisierung, nicht irgendwie mit der infolge des Hungerns eingetretenen Ca^{++} -Armut zusammenhängt. Die Bewegung einzelner *Platyophrya*-Exemplare war innerhalb von Sekunden wesentlich beschleunigt, als ich die Ca^{++} -Ionenkonzentration des Milieus durch Zugabe von CaCl_2 erhöhte. Bald darauf machte sich die auf den Wasserverlust einsetzende Plasmaschrumpfung bemerkbar. Die Tiere krümmten sich seitlich und blieben 6—8 Minuten unbeweglich; erst als das Gleichgewicht in der Ca^{++} -Ionenkonzentration des inneren und äusseren Milieus annähernd wieder hergestellt war, setzte die Bewegung erneut ein. Die Gierigkeit, gesteigerte Reizempfindlichkeit, sowie die starke Metabolie der Tiere, welche zuvor ihr Verhalten kennzeichneten, waren nicht zu beobachten. Dennoch halte ich es für unwahrscheinlich, dass die Ca^{++} -Ionen auch nur das geringste mit dem Hungern der Tiere zu tun haben. Vielmehr ist anzunehmen, dass — ähnlich wie bei den Tieren höherer Ordnung — die Anwesenheit des infolge des Fehlens bzw. der Verringerung der Nahrung nicht verbrauchten Verdauungsenzyms für den Hunger verantwortlich zu machen ist, da das erwähnte Verhalten der hungernden Tiere sich normalisierte, sobald ich ihnen genügende Mengen frischer Nahrung zukommen liess. (Die metabolische Eigenschaft blieb — wennzwar nicht in so hohem Grade — auch weiter bestehen.)

Während die *Platyophrya lata*-Individuen die Unzulänglichkeit oder das Fehlen der Nahrung durch die Veränderung ihres Verhaltens »anzuzeigen vermochten«, wurde das Sattsein durch keinerlei Mechanismus zum Ausdruck gebracht. Einzelne Exemplare waren imstande, 2—3mal soviel Colpoden oder Cysten zu verschlingen als ihre Körpervolumen ausmachte (Abb. 3). Einmal fand ich sogar in einem 114 μ langen Tiere 8 verschluckte Cysten, deren Gesamtvolumen das 4—5-fache des Wirtstieres betrug. Trotzdem zeigte das Tier — soweit seine verzerrte Körpergestalt es zuließ — lebhaftere Bewegungen und nahm nur deshalb nicht noch mehr Nahrung zu sich, weil die Sättigung des Protoplasmas mit Nahrung es unmöglich machte. Innerhalb der Grenzen der Möglichkeit war die Einverleibung der Überreste der ärmlichen Kultur, ihrer organischen Substanzen und Bakterien, weiter zu beobachten.

Sowohl *Platyophrya lata*, als wahrscheinlich auch mehrere andere Protozoen sind imstande, das Hungern anzuzeigen, das Sattsein aber vermögen sie nicht zum Ausdruck zu bringen. Es ist anzunehmen, dass im Laufe ihrer Phylogenese eine solche Fähigkeit bzw. ein solcher Mechanismus nicht zur Entwicklung gelangt ist.

3. Die Verdauung der Cysten der arteigenen Individuen

Platyophrya lata reichert im Falle bakterienreicher Nahrung reichlich kleinere Bakterienhaufen in den relativ kleinen Verdauungsvakuolen an, die verhältnismässig rasch zersetzt werden. Die grösseren präformierten Bissen werden gewöhnlich mit etwas Wasser zusammen verschluckt, so dass in den Verdauungsvakuolen die Nahrung sich eine Zeitlang in ihrer eigenen

Kulturflüssigkeit befindett. Diesem Umstand ist es zuzuschreiben, dass die vertilgten Colpoden ihr Lebensvermögen 8—14 Minuten lang beibehalten. Infolge ihrer sphärischen gestalt dehnen die Cysten das Cytostom gleichmässig aus und dieses zieht sich beim Schlucken gleichmässig wieder zusammen. Damit ist es zu erklären, dass bei diesem Vorgang das Verschlucken von Wasser eine ganz ausnahmsweise Erscheinung ist. Die Cyste wird sozusagen in das Cytoplasma eingebettet, wo sie allmählich, nach Verlauf vieler Stunden, verdaut wird. Dieser Vorgang ist nicht nur deshalb bemerkenswert, weil bei der Verdauung der Cystenkapsel von einem ziemlich schwer zersetzbaaren, chitinartigen Glykoproteid (10) die Rede ist, sondern auch deshalb, weil das Verdauungsenzym — die Cysten durchdringend — häufig das im Ruhezustand befindliche Tier aktiviert, welches inmitten lebhafter Bewegungen — offenbar mit Hilfe eines ähnlichen Enzyms — von innen her die Cystenkapsel dünner zu machen bestrebt ist. Die seitens des kannibalischen Tieren intrazelluläre, seitens des incystierten verschlungenen Tieres extra- und intrazelluläre Cystenverdauung hat nicht selten dazu geführt, dass innerhalb des Cytoplasmas eine vollkommene Entcystierung erfolgt.

Zusammenfassung

1. Die zum Studium der Physiologie der Ernährung benutzte *Platyophrya lata* ist ein stark metabolisches, variables Infusorium. Zur Darstellung der Basalkörperchen der Cilien hat sich die Cholinesterase-Technik von COUP-LAND-HOLMES als gut brauchbar erwiesen.
2. Die Hauptnahrung der in Graswurzelextrakten gezüchteten Tiere bilden Bakterien und Flagellaten.
3. Mit dem Versiegen dieser Nahrungsquelle gehen die *Platyophrya lata* allmählich zur räuberischen Lebensweise, und schliesslich zum Verschlingen ihrer art eigenen Individuen (Cysten, aktive Formen) über.
4. Im Zustandekommen des Kannibalismus kommt ausser heute noch unbekannten Faktoren auch dem Hungern eine Rolle zu. Da etwa ein Drittel der Versuchstiere nicht an der räuberischen und kannibalischen Ernährungsweise teilnimmt, erscheint es offensichtlich, dass wir es hier tatsächlich mit einer Rassenerscheinung zu tun haben. (Untersuchungen zur Klärung dieser Frage sind im Gange.)
5. Das Hungern bringt das Tier durch Aenderung seines Verhaltens zum Ausdruck, dass Sattsein aber vermag es nicht kundzutun. Die Existenz eines Mechanismus' zur Aeusserung des Sattseins ist zweifelhaft.
6. Es ist nicht wahrscheinlich, dass das Hungern der untersuchten Tiere etwas mit einem Mangel an Ionen bzw. mit dem »Salzhunger« zu tun hat, wenngleich die Anwesenheit von Ca^{++} -Ionen wesentlich zur Normalisierung des Verhaltens der hungernden Tiere beitrug. Das Hungern dürfte vielmehr durch die unverbraucht gebliebenen Verdauungsenzyme hervorgerufen sein.
7. *Platyophrya lata* ist imstande, ihre eigenen Cysten zu verdauen. Dieses Verdauungsenzym führt manchmal zur Aktivierung des in Anabiose befindlichen, verschluckten incystierten Tieres und somit zu seiner Entcystierung innerhalb des Protoplasmas.

Schrifttum

- (1) Biczók, F.: Ann. Biol. Univ. Hung. 2, 387—394 (1952).
- (2) Doflein, F. und E. Reichenow: Lehrbuch der Protozoenkunde. I., 6. Aufl. Jena (1949).
- (3) Gelei, J.: Arch. f. Protist. 52, 404 (1925).
- (4) Giese, A. C., und R. H. Alden: J. exper. Zool. 78, 117 (1938).
- (5) Ivanič, M.: Zool. Anz. 74, 313 (1927).
- (6) Jennings, H. S.: Das Verhalten der niederen Organismen. Berlin (1910).
- (7) Kahl, A.: Wimpertiere oder Ciliata (Dahl—Bischoff: Tierwelt Deutschlands, T. 18, 1930).
- (8) Moore, A.: Amer. J. Physiol. 9, 238—244 (1903).
- (9) Párducz, B.: Biol. Közl. 1 (1—2), 65 (1954).
- (10) Sachs, J. B.: Trans. Amer. Microsk. Soc. 75, 307—313 (1956).
- (11) Wallengren, H.: Zeitschr. f. allg. Physiol. 1, 67—128 (1902).
- (12) Coupland, R. E. und R. L. Holmes: Quarterly J. of Microsc. Sc. 98 (3), 327—330 (1957).